PARASITOLOGIA GENERAL

THOMAS C. CHENG

Capítulo 15: Acanthocephala-Los gusanos de cabeza espinosa.

EDITORIAL AC

15

Acanthocephala — Los gusanos de cabeza espinosa

Los acantocéfalos, o gusanos de cabeza espinosa, forman un pequeño pero interesante e importante grupo de helmintos parásitos. Estos gusanos miden generalmente menos de 35 mm de longitud, aunque *Macracanthorhynchus hirudinaceus*, un parásito del cerdo, puede alcanzar 70 cm de largo. Todas las especies son endoparásitas, habitando, como adultos, en el aparato digestivo de varios vertebrados. El número de parásitos por hospedador oscila desde uno o dos hasta 1500.

Todos los acantocéfalos son alargados; la mayoría de las especies tienen el cuerpo cilíndrico con ambos extremos afilados, aunque existen algunos individuos aplanados lateralmente. El cuerpo se asemeja a un tubo cuyas paredes limitan el pseudocele (cavidad corporal), en el que se localizan los órganos reproductores y la vaina de la probóscide. La característica más sobresaliente de los acantocéfalos es la existencia de una probóscide armada y protrusible en el extremo anterior.

Los sexos están separados (son dioicos) y existe un cierto grado de dimorfismo sexual. Los gusanos hembra, por regla general, son mayores que los machos y, en aquellas especies que poseen espinas, éstas se encuentran más desarrolladas en los machos. Además, el aparato copulador de los machos les hace fácilmente distinguibles de las hembras.

Existe diferenciación dorsal y ventral. Sin embargo, en muchas especies es difícil reconocer externamente estas diferencias. En los especímenes curvados naturalmente, la superficie convexa es el lado dorsal. En ciertos géneros, como *Rhadinorhynchus* y *Aspersentis*, las espinas de la probóscide son mayores en el lado ventral que en el dorsal (Fig. 15.1).

Todos los acantocéfalos carecen de aparato digestivo. Al igual que los cestodos, los acantocéfalos, mediante su adaptación a la vida parasitaria, son capaces de obtener el alimento por absorción a través de la superficie de su cuerpo. Se ha sugerido que las espinas cuticulares pueden intervenir en este proceso.

El potencial biótico de ciertas especies de acantocéfalos es grande. Kates (1944) ha constatado que las hembras grávidas de *Macracanthorhynchus hirudinaceus* pueden contener hasta 10 millones de huevos embrionados al mismo tiempo.

MORFOLOGIA

El cuerpo de los acantocéfalos está dividido en dos grandes regiones (Fig. 15.2). (1) El prosoma,

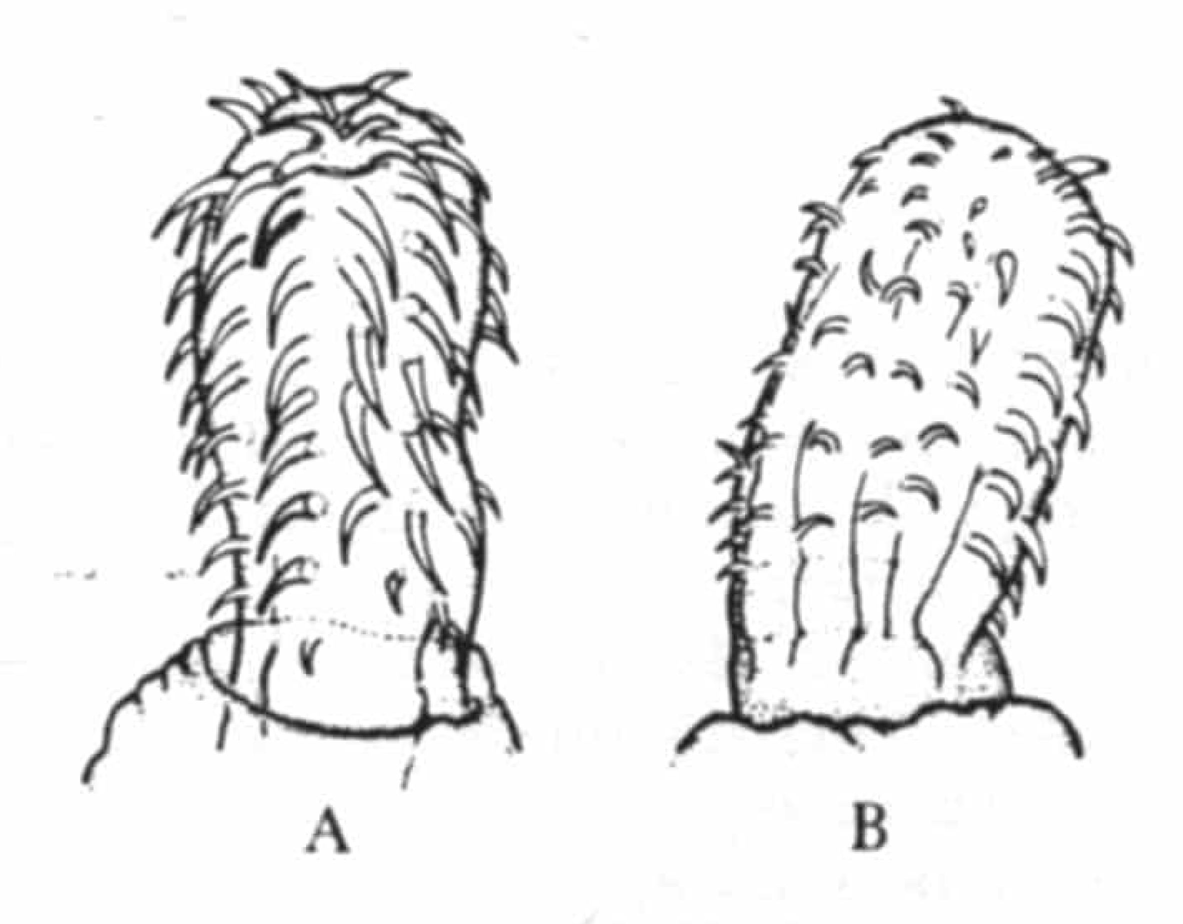


Fig. 15.1. Probóscide de ***Aspersentis.*** **A.** Vista ventral. B. Vista dorsal. (Copiado de van Cleave, 1941.)

que comprende la probóscide y el cuello, constituye la región anterior. La probóscide es un órgano retráctil situado anteriormente y provisto de hileras de ganchos y espinas. El cuello es una región desnuda situada inmediatamente detrás de la probóscide. El cuello tiene normalmente el mismo diámetro que la probóscide, aunque en algunas especies pueden existir diferencias. (2) El cuerpo propiamente dicho, o tronco, que representa la parte voluminosa del animal, está separado del prosoma mediante un pliegue del tegumento. La porción anterior del tronco, que es la más pequeña, recibe el nombre de tronco anterior, mientras que el resto se llama tronco posterior. Generalmente, el tronco es más ancho que el prosoma, aunque existen excepciones.

Fig. 15.2. Hembra grávida de ***Acanthocephalus*** (Paleacanthocephala) que muestra los órganos y estructuras del cuerpo. EM, embriones; GA, ganglio; LEM, lemnisco; SL, saco ligamentario; VP, vaina de la probóscide; VMP, vaina muscular de la probóscide; RE, retináculo; MR, músculos retractores; E, esfínter; CU, campana uterina; UT, útero; VA, vagina. (Copiado de Yamaguti, 1935.)

Los garfios de la probóscide de los acantocéfalos son grandes proyecciones curvas que están fijadas mediante raíces a la hipodermis. Estos garfios, al menos en *Polymorphus*, están formados por una porción de citoplasma rodeada por un material no vivo y rígido (Crompton y Lee, 1965). Así, no sorprende que las proteínas se encuentren presentes en los garfios, pero es interesante el hecho de que no haya hidratos de carbono ni lipoproteínas. Las espinas son pequeñas armaduras que no están enraizadas en la probóscide. Los elementos mayores de la armadura proboscidiana pueden estar localizados anteriormente, decreciendo hacia atrás el tamaño de estos garfios hasta hacerse pequeñas espinas, o bien los ganchos de la probóscide son grandes en la parte central y disminuyen en las partes anterior y posterior. Estos garfios y espinas suelen estar dispuestos en hileras. El tamaño y disposición de garfios y espinas son bastante uniformes y se utilizan para la identificación de las especies. Cuando la probóscide armada de los acantocéfalos se embebe en las capas de músculos longitudinales de la pared del intestino del hospedador, suscita una reacción conjuntiva formándose a su alrededor un nódulo o manguito fibroso.

Lateralmente y por detrás del cuello, las capas internas de la pared del cuerpo se invaginan y forman dos divertículos que penetran en el pseudocele. Estos divertículos reciben el nombre de lemniscos. La probóscide, cuando se retrae, se introduce en una estructura en forma de saco que se denomina receptáculo o vaina de la probóscide. Esta estructura muscular es una capa monocelular en algunas especies, bicelular en otras y muy gruesa en otras más. En la familia Oligacanthorhynchidae, la pared es muy densa en la parte dorsal, pero es delgada y no muscular en la ventral.

TEJIDOS DEL CUERPO

Cuando se examina la pared del cuerpo con microscopio óptico, se puede observar que está formada por varias capas (Fig. 15.3). Cubriendo todo el cuerpo se localiza una cutícula muy fina de naturaleza acelular. Debajo de esta cutícula se encuentra una hipodermis sincitial formada por tres estratos: (1) El estrato externo está formado por fibras dispuestas radialmente (llamado por algunos autores estrato en barras) y su espesor es semejante al de la cutícula. (2) El estrato medio

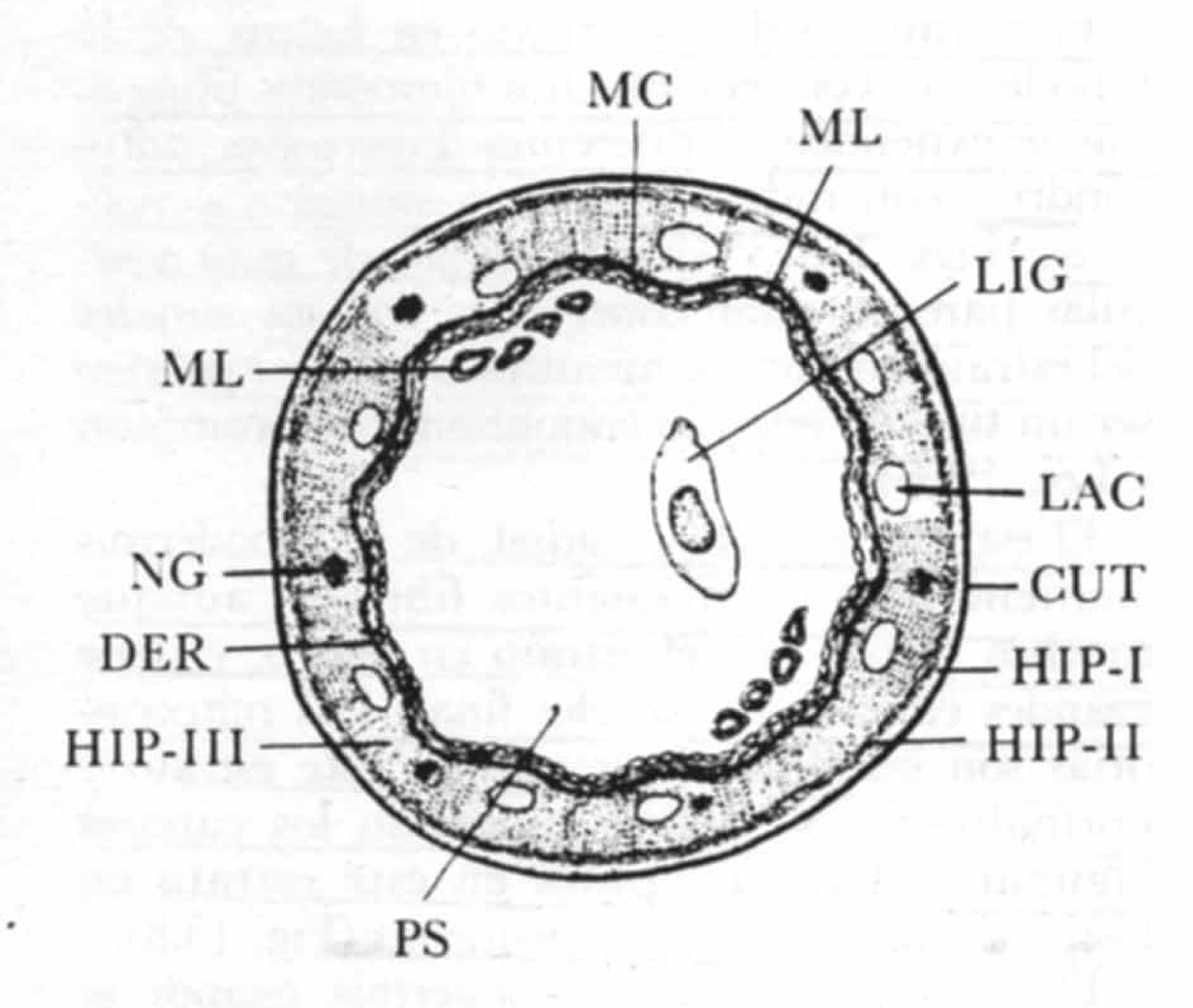


Fig. 15.3. Corte transversal del tronco de un acantocéfalo. MC, músculos circulares; CUT, cutícula; DER, dermis; HIP-I, estrato externo de la hipodermis; HIP-II, estrato medio de la hipodermis; HIP-III, estrato interno de la hipodermis; LAC, laguna; LIG, saco ligamentario; ML, músculos longitudinales; NG, núcleo gigante; PS, pseudocele.

(designado algunas veces como estrato en fieltro) compuesto por fibras dispuestas al azar y algo más grueso que el anterior. (3) El estrato interno (conocido como estrato radial) semejante al estrato externo por estar formado por fibras dispuestas radialmente. La capa más interna es la más gruesa de las tres y posee una serie de canales conocidos como lagunas. Las lagunas están llenas de un líquido en el que se encuentran los nutrientes que el animal ha absorbido de su entorno. La disposición de estas lagunas es lo suficientemente estable como para constituir un criterio taxonómico de importancia. Aunque los canales no penetran en las capas más externas de la hipodermis ni en las subyacentes, los fluidos nutritivos pueden difundirse a través de los tejidos del cuerpo. Así, el sistema lagunar puede considerarse como un sistema difusor de nutrientes. Las lagunas están conectadas con los lemniscos, que se cree que son lugares de almacenamiento.

Los núcleos gigantes se encuentran en la capa radial interna de la hipodermis. Estos núcleos son característicos en su tamaño, número y localización, por lo que se utilizan normalmente como criterios taxonómicos. Por ejemplo, la familia Neoechinorhynchidae posee seis núcleos, cinco localizados dorsalmente a lo largo de la laguna dorsal mayor, y uno ventralmente, cerca del extremo anterior de la laguna ventral. En otros taxones, los estados larvarios poseen un número fijo de núcleos, pero durante el proceso de maduración se dividen (fragmentan) y dan lugar a un número mayor de núcleos más pequeños. Estos núcleos de los acantocéfalos pueden ser redondos, ovales, en roseta o ameboides.

Los últimos estudios con microscopio electrónico han revelado que la pared del cuerpo está

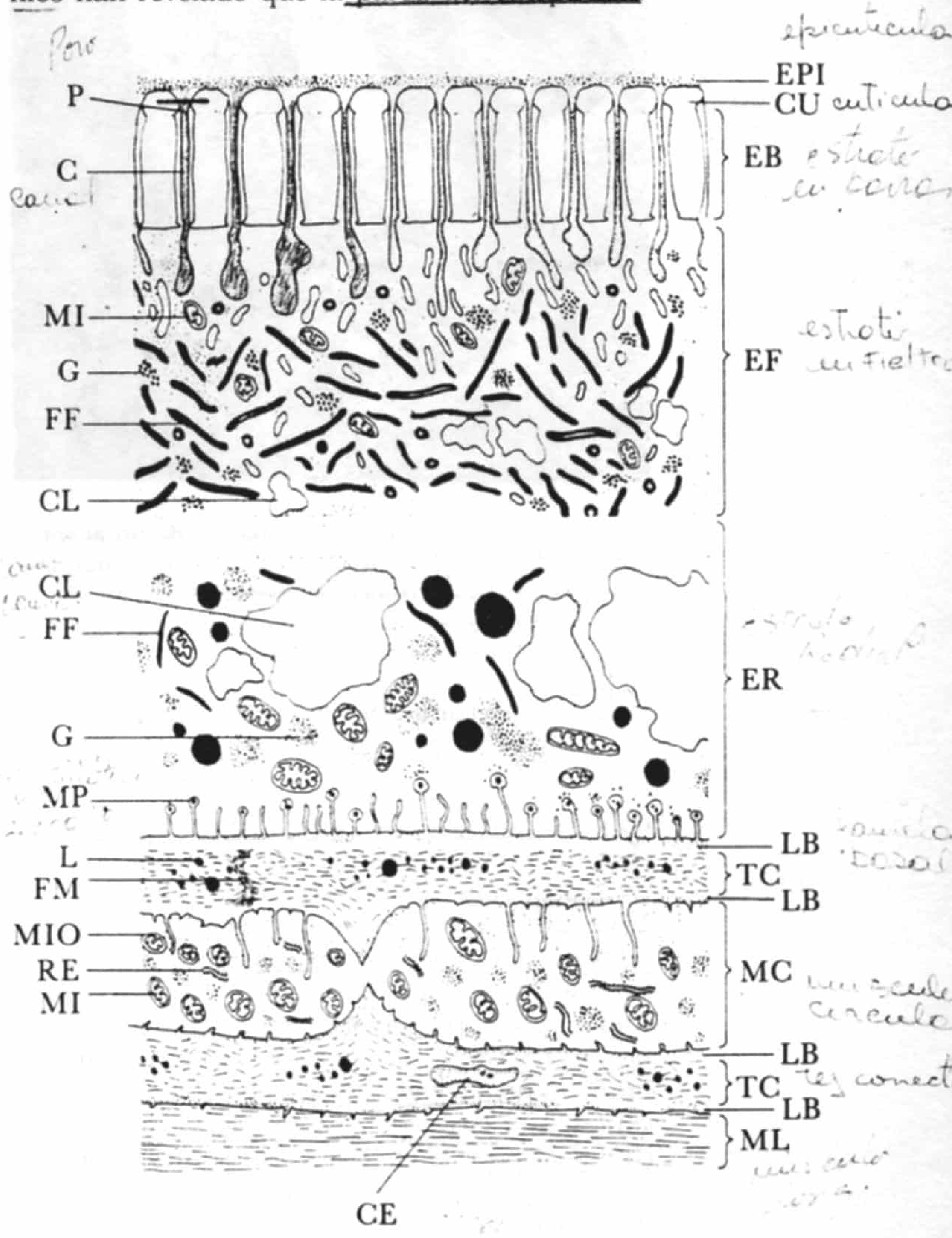


Fig. 15.4. Pared del cuerpo de un acantocéfalo. (Dibujo esquemático que muestra la estructura fina de los diferentes estratos de la pared del cuerpo.) LB, lamela basal; C, canal; MC, músculo circular; TC, tejido conectivo; CU, cutícula; EPI, epicutícula; RE, retículo endoplásmico; EF, estrato en fieltro; FM, fibras que unen los músculos a la pared del cuerpo; FF, filamentos fribrosos; G, glucógeno; L, lípido; CL, canal lagunar; ML, músculo longitudinal; MI, mitocondria; MIO, miofilamentos; P, poro; MP, membrana plasmática plegada; ER, estrato radial; EB, estrato en barras; CE, célula errante.

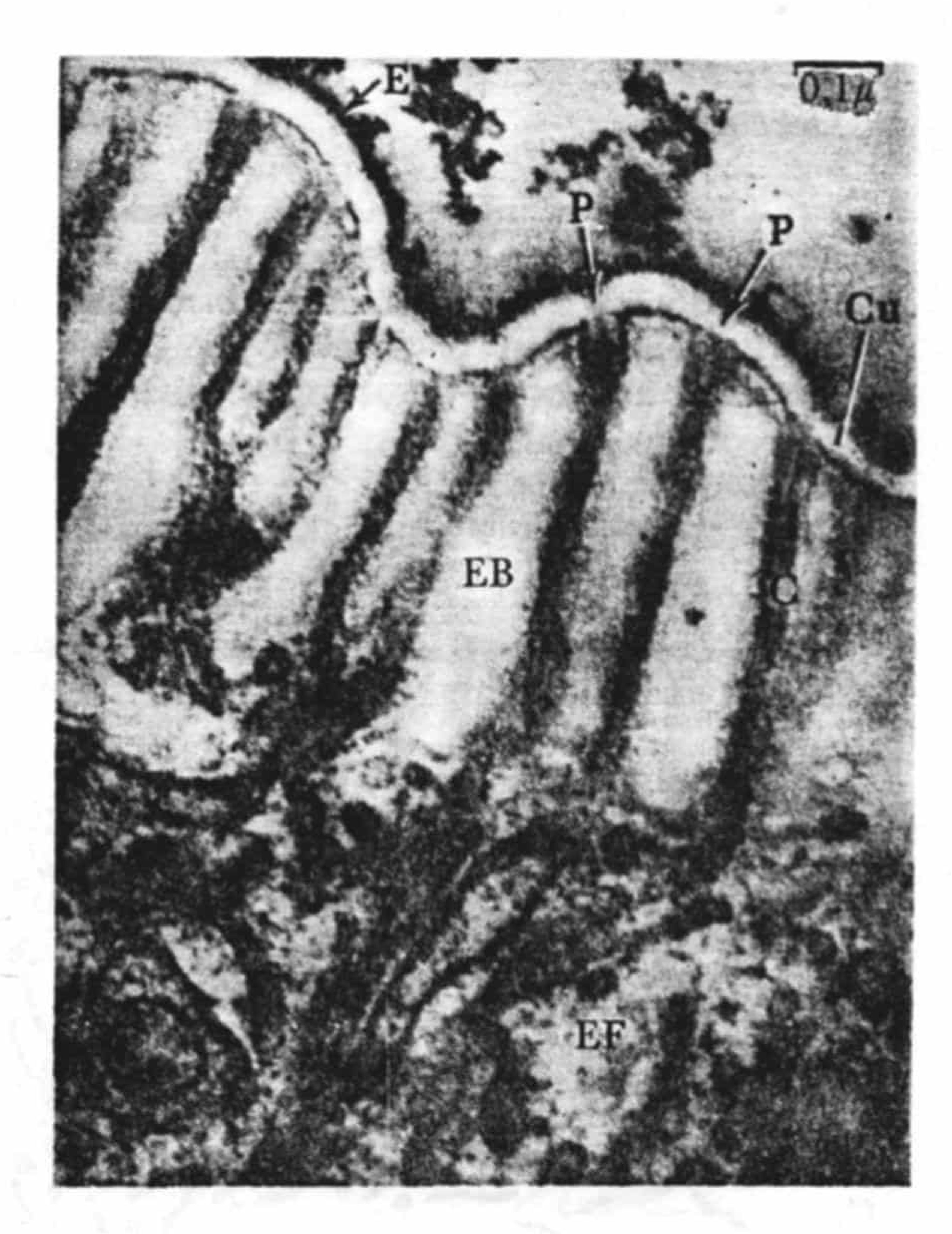


Fig. 15.5. Cutícula y estrato en barras de un acantocéfalo. Micrografía electrónica de un corte longitudinal de la región del tronco de *Polymorphus minutus* en la que aparecen la cutícula, los poros que la atraviesan y los canales del estrato en barras. C, canal; Cu, cutícula; E, epicutícula; EF, estrato en fieltro; P, poro; EB, estrato en barras. (Según Crompton y Lee, 1965.)

cubierta por una fina capa de mucopolisacárido (Fig. 15.4). Esta delgada capa recibe el nombre de epicutícula (Crompton, 1963; Crompton y Lee, 1965) y se cree que es segregada por el parásito. La cutícula propiamente dicha, observada al microscopio electrónico, se halla constituida en su superficie externa por una membrana de tres capas. La capa media de esta membrana es homogénea y posee poros que ponen en contacto el estrato en barras de la hipodermis con el exterior (Fig. 15.4). En algunas especies, como *Pomphorhynchus laevis*, existe un estrato interno y estrecho de alta densidad electrónica por debajo de la capa homogénea de la cutícula.

El estrato más externo de la hipodermis, el estrato en barras, está compuesto por un material homogéneo que rodea los canales que van desde los poros de la cutícula hasta el estrato en fieltro. Algunos de estos canales están llenos de un material electrónicamente denso, dando a este estrato de la hipodermis la apariencia, cuando se observa con microscopio óptico, de estar surcado por una serie de barras (Fig. 15.5).

El estrato medio, o estrato en fieltro, de la hipodermis, contiene muchos filamentos fibrosos que se extienden en diferentes direcciones, mitocondrias con muchas crestas y numerosas vesículas (Figs. 15.6 y 15.7). Algunas de estas vesículas parecen estar conectadas con los canales del estrato en barras, mientras que otras pueden ser un tipo de retículo endoplásmico (Crompton y Lee, 1965).

El estrato interno, o radial, de la hipodermis contiene algunos filamentos fibrosos, aunque muchos menos que el estrato en fieltro, y tiene grandes canales de paredes finas. Las mitocondrias son bastante numerosas en este estrato y normalmente se hallan rodeando los canales lagunares. Existen lípidos en este estrato en forma de gotas grandes o pequeñas (Fig. 15.8).

El límite interno de la hipodermis, cuando se observa al microscopio electrónico, está trazado

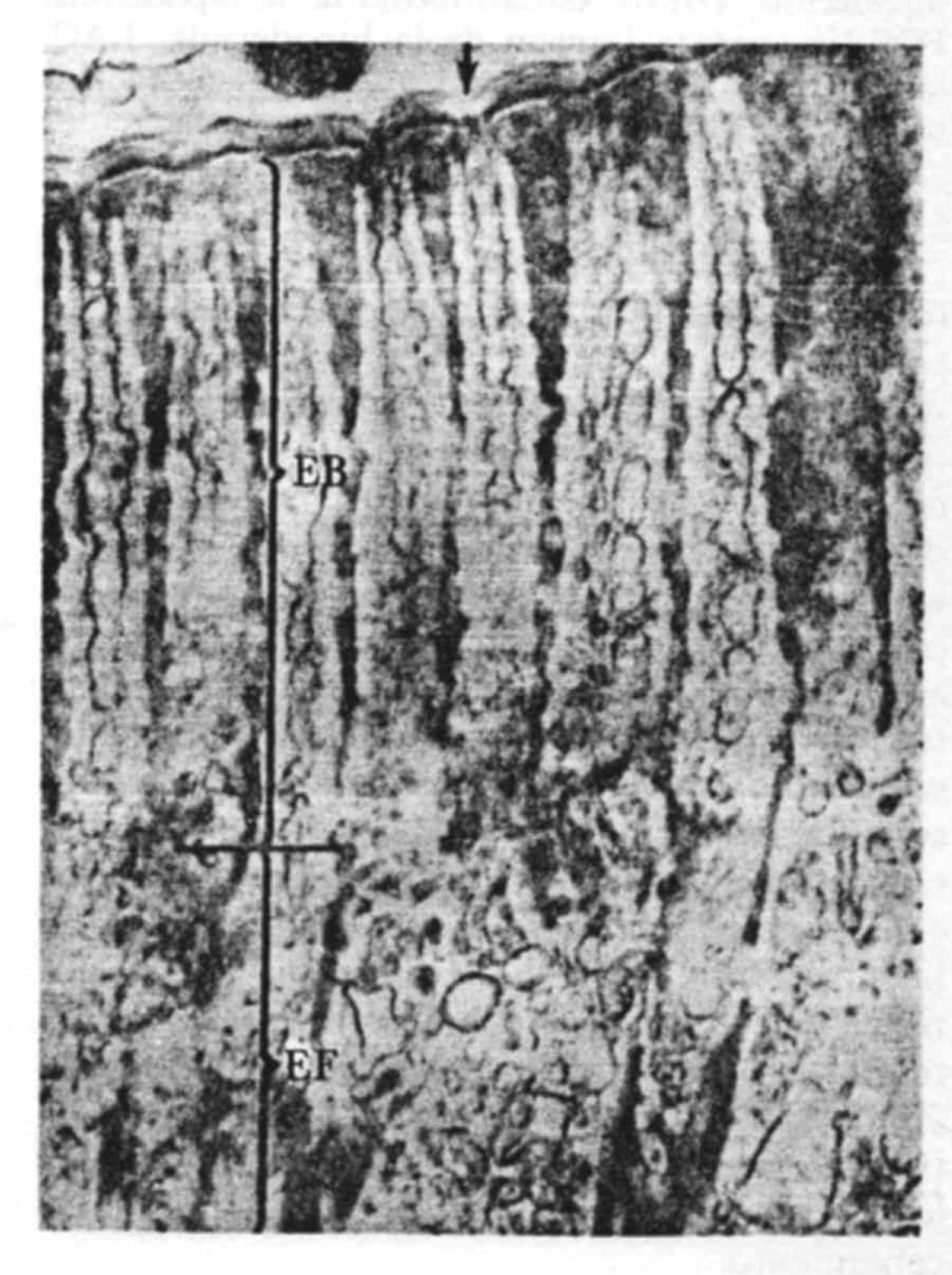


Fig. 15.6. Pared del cuerpo de un acantocéfalo. Micrografía electrónica de un corte transversal de la pared del cuerpo de *Pomphorhynchus laevis* en la que aparecen la cutícula y los estratos en barras y en fieltro. EF, estrato en fieltro; P, poro; EB, estrato en barras. (Según Stranack y col., en Lee, 1966.)



Fig. 15.7. Regiones del cuerpo de un acantocéfalo. Micrografía electrónica de un corte longitudinal a través del lugar de unión del prosoma y metasoma de *Polymorphus minutus* que muestra las diferencias de aspecto del estrato en barras en las dos regiones. Cu, cutícula; FF, filamentos fibrosos en el estrato en fieltro; CL, canal lagunar; M, mitocondria; ME, metasoma; PR, prosoma; EB, estrato en barras; FE, fibras esqueléticas de la espina del tronco; X, línea de separación entre el cuello y el tronco. (Según Crompton y Lee, 1965.)

por una membrana unitaria. Esta membrana está generalmente muy plegada y las invaginaciones de los pliegues suelen formar pequeñas vesículas que, según Crompton y Lee (1965), pueden ser vesículas pinocitóticas que contienen gotas de lípidos.

Debajo de la membrana limitante interna de la hipodermis se encuentra una lámina basal fibrosa.

Se ha constatado, empleando técnicas histoquímicas, la existencia de ciertas enzimas en la pared del cuerpo de los acantocéfalos. Aunque la epicutícula y la cutícula carecen de actividad enzimática, en la hipodermis de algunas especies hay fosfatasa alcalina. Asimismo, en la hipodermis, y especialmente en la probóscide, se han encontrado lipasas y esterasas no específicas. Por último, se ha comprobado que en la hipodermis existen aminopeptidasas.

Como han puntualizado Lee (1966) y Bird (1969), que han estudiado la pared del cuerpo de los acantocéfalos, existen pocas dudas de que los canales que se abren en la cutícula de estos parásitos sirven como lugares de captación de nutrientes.

Los músculos de la pared del cuerpo están dispuestos en dos capas. La más externa se orienta circularmente, mientras que la interna lo hace longitudinalmente. Estas miofibras se colocan sincitialmente, con núcleos diseminados. Dado que los acantocéfalos son pseudocelomados, no existe una capa epitelial que delimite la cavidad corporal.

En algunas especies, la cutícula posee hendiduras circulares superficiales, lo que sugiere la existencia de segmentación. Sin embargo, aun en los casos más claros de segmentación de la cutícula no hay segmentación interna, excepto quizá para los músculos situados longitudinalmente, que pueden estar fijados a las zonas donde la pared del cuerpo se invagina. Por otra parte, existen varios grados de "espinación" de la cutí-

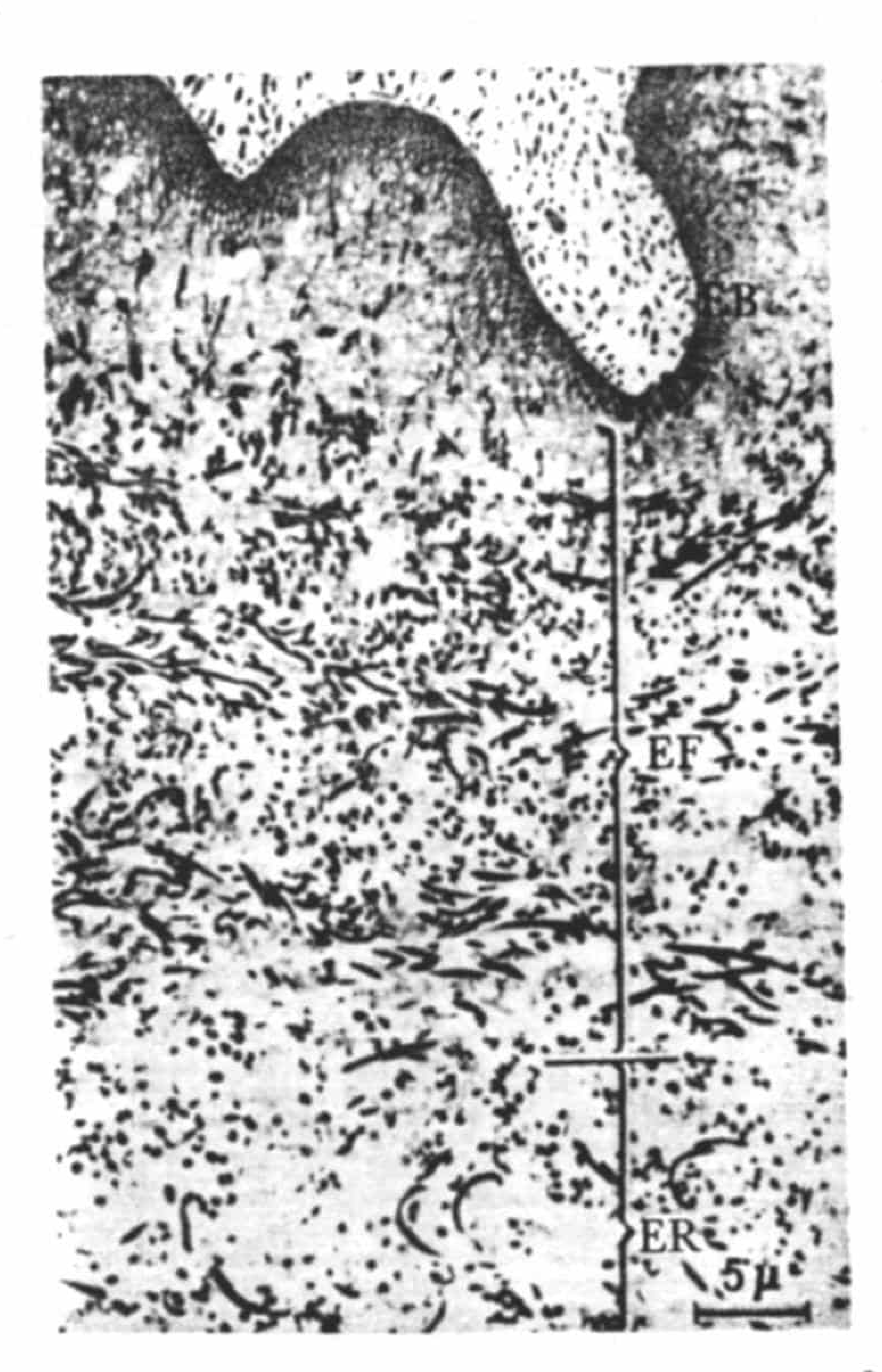


Fig. 15.8. Pared del cuerpo de un acantocéfalo. Micrografía electrónica de la pared del cuerpo de *Pomphorhynchus laevis* que muestra las principales capas de la pared del cuerpo. EF, estrato en fieltro; ER, estrato radial; EB, estrato en barras. (Según Stranack y col., en Lee, 1966.)

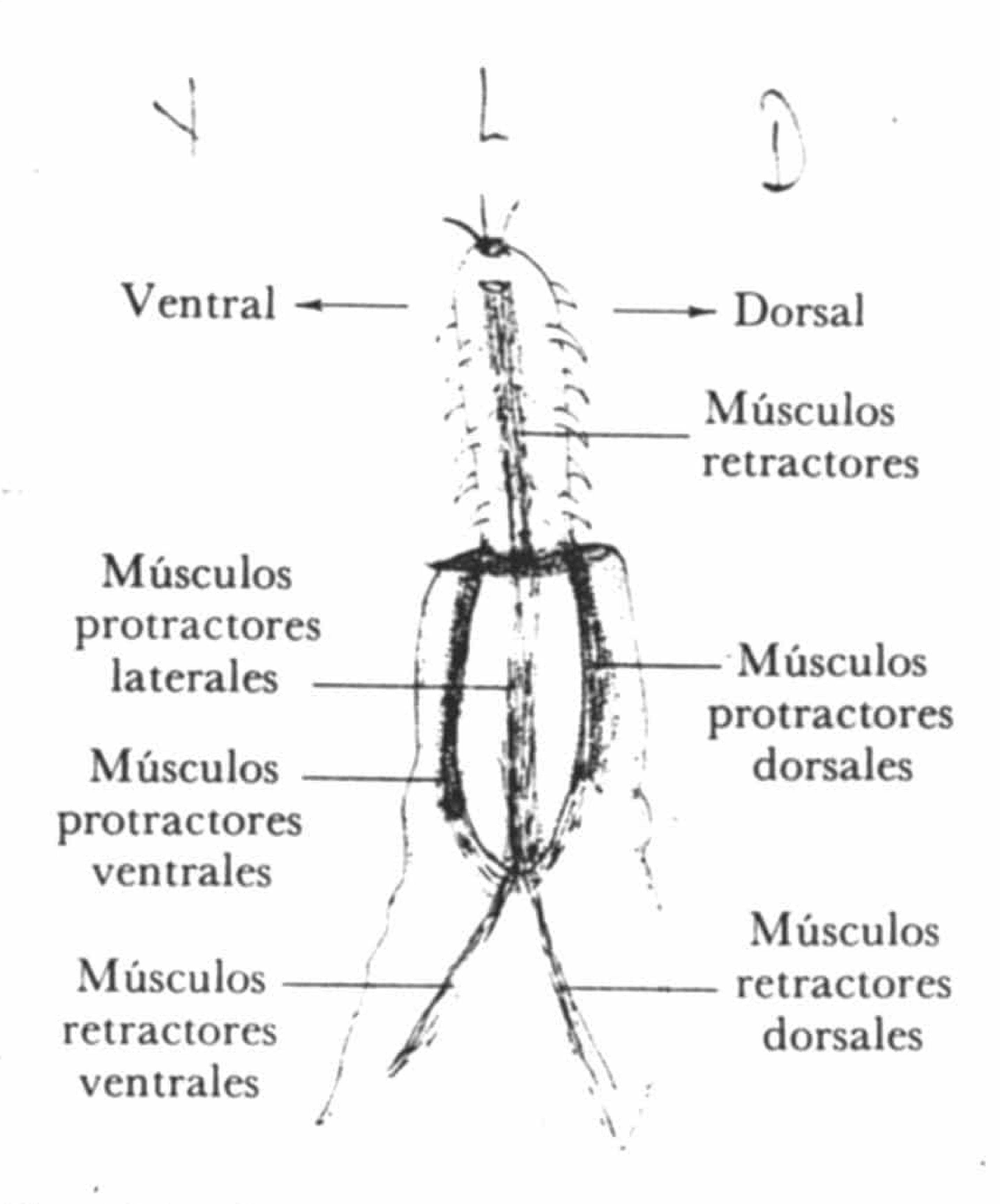


Fig. 15.9. Musculatura de la probóscide. Extremo anterior de un acantocéfalo que muestra los principales músculos.

cula entre los distintos taxones, oscilando desde ejemplares con todo el cuerpo cubierto de espinas hasta otros que carecen de ellas.

Las especies recién capturadas muestran una acusada coloración. Meyer (1933) ha pensado que esta coloración no se debe a una pigmentación propia, sino a la posesión de nutrientes coloreados. Sin embargo, se sospecha que en algunas especies pueda existir pigmentación verdadera (von Brand, 1952).

MUSCULATURA DE LA PROBOSCIDE

La probóscide armada sirve como órgano de fijación. Dentro del intestino del hospedador, la probóscide está embebida en el revestimiento intestinal y los garfios actúan como anclas que evitan que el parásito sea arrastrado por el quimo. El mecanismo de extensión y retracción de la probóscide es muy complicado en algunas especies (Fig. 15.9). Normalmente, se origina en un grupo de fibras musculares, conocidas como músculos retractores, en la superficie interna del extremo anterior de la probóscide. Estos músculos se extienden hacia atrás y se insertan en la base de la vaina de la probóscide. Sin embargo, algunos continúan a través de la vaina y la rompen; uno de los grupos se dirige dorsalmente como retractor dorsal, fijándose a esa parte del tronco; el otro grupo se dirige ventralmente, como retractor ventral, fijándose a la superficie ventral del tronco. La función de los retractores es retirar la probóscide hasta su receptáculo. El otro grupo de músculos, conocidos como músculos protractores, tiene su origen en un círculo de la base del cuello y está situado fuera de la vaina de la probóscide, fijándose a lo largo del extremo posterior de la misma. Estos músculos se diferencian en protractores dorsales, ventrales o laterales, dependiendo de su localización. La función de los músculos protractores es proyectar la probóscide fuera del receptáculo.

SISTEMA EXCRETOR

El aparato excretor de los acantocéfalos es muy interesante, ya que este sistema se presenta sólo en los miembros del orden Archiacanthocephala. En los miembros de otros órdenes no existe aparato excretor y los materiales de desecho se eliminan mediante difusión a través de la superficie del cuerpo, probablemente por medio de los poros cuticulares.

En los arquiacantocéfalos el aparato excretor es de tipo protonefridial, constituido por un par de pequeños cuerpos, situados uno a cada lado y en estrecha relación con los órganos reproductores. Cada cuerpo está formado por un grupo de bulbos flameados que poseen cilios. No son células individuales como las halladas en cestodos y trematodos, ya que no poseen núcleos. Los materiales de desecho son transportados desde el pseudocele a los bulbos por el batir de los cilios. Puede haber hasta 700 bulbos flameados. De los bulbos, el desecho es vertido a un saco común, como en *Nephridiohynchus*, o transportado mediante un túbulo colector. En el primer caso, del saco sale un túbulo colector. Los túbulos, uno en cada lado, se unen medialmente y en los gusanos machos el conducto común desemboca en el del esperma. En las hembras, el conducto común desemboca en la porción terminal del útero y, por tanto, forma parte de un sistema urogenital.

SISTEMA NERVIOSO

El "cerebro" aparece como una masa cefálica ganglionar situada a lo largo del margen ventral dentro de la vaina de la probóscide. Esta estructura está constituida por una masa de fibras nerviosas envueltas por células ganglionares. En *Macracanthorhynchus* hay 86 células ganglionares; en *Bolbosoma*, 73; y en *Hamanniella*, 80.

Ciertas fibras procedentes del nervio cefálico

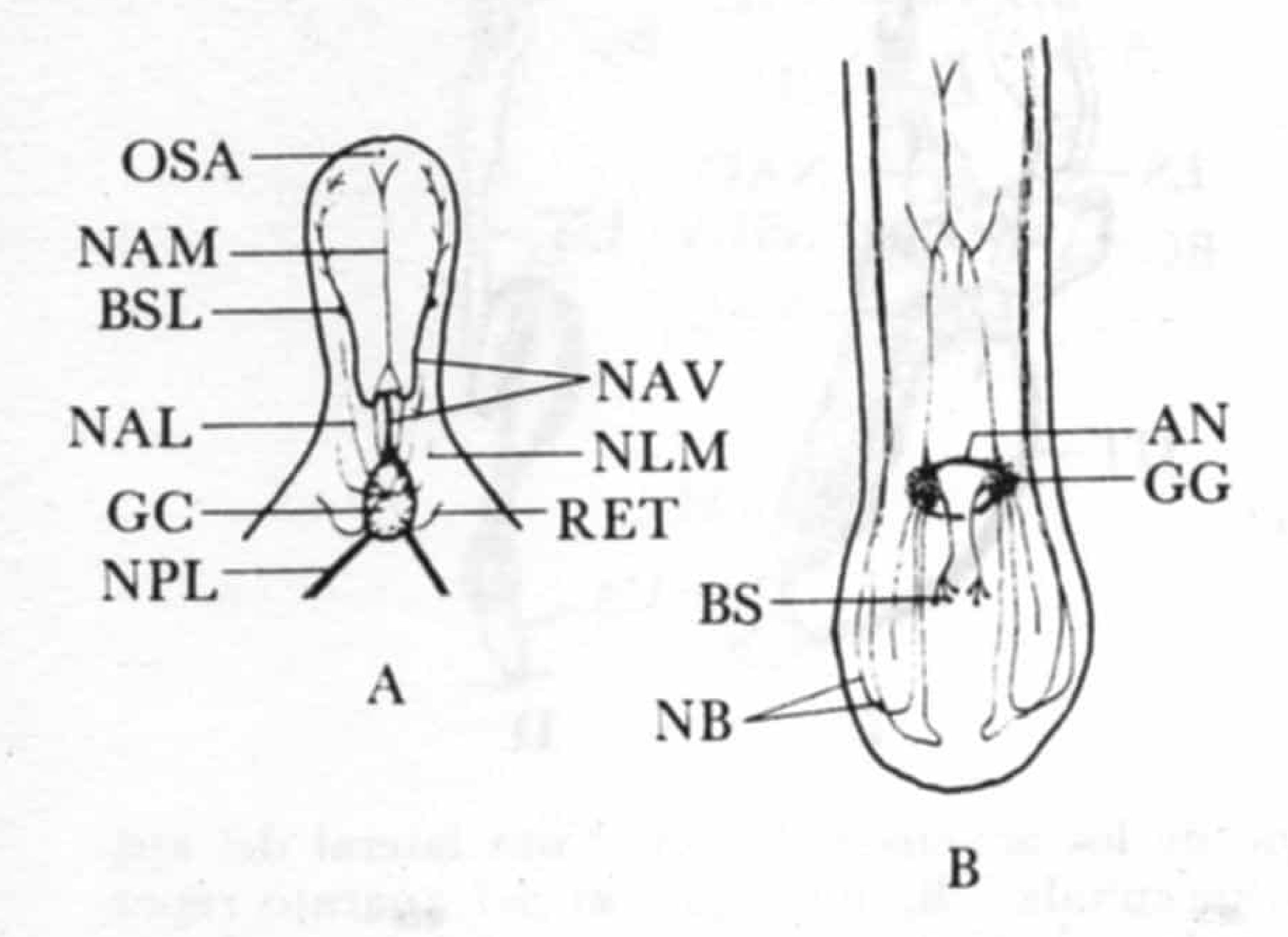


Fig. 15.10. Sistema nervioso de los acantocéfalos. A. Sistema nervioso del extremo anterior de *Macracanthorhynchus hirudinaceus*. **B.** Extremo posterior terminal del macho de la misma especie. (Copiado de Brandes, 1899.) NAM, nervio anterior medial; OSA, órgano sensitivo apical; NB, nervio bursal; GC, ganglio cerebral; GG, ganglio genital; NAL, nervio anterior lateral; NPL, nervio posterior lateral; BSL, bulbo sensitivo lateral; AN, anillo nervioso de la vaina genital; RET, retináculo; BS, bulbo sensitivo del pene; NAV, nervio anterior ventral; NLM, nervio lateral medial.

central se extienden anteriormente, inervando los órganos sensitivos del extremo de la probóscide y de cada lado de la región del cuello. Otros fascículos de fibras –generalmente, dos haces laterales– se disponen posteriormente, ramificándose a lo largo de toda su longitud. En los machos existen un par de ganglios auxiliares, llamados ganglios genitales, que se hallan en la parte posterior, en la base del cirro, y que se unen el uno con el otro por medio de un anillo comisural. Ciertas ramas de las fibras nerviosas laterales se dirigen hacia los ganglios auxiliares, mientras que otras inervan los órganos sensitivos de la cópula y la bolsa. Los dos principales haces nerviosos laterales están envueltos por una vaina muscular conocida como retináculo (Fig. 15.10).

SISTEMA REPRODUCTOR

El sistema reproductor de los acantocéfalos es único, ya que los órganos están suspendidos dentro de un saco ligamentario (Fig. 15.11). Este saco vacío formado por tejido conectivo semitransparente, está fijado anteriormente al extremo posterior de la vaina de la probóscide, o a la pared del cuerpo, en el área inmediata. En su parte posterior está fijado a la vaina genital de los machos o a la campana uterina de las hembras.

En los miembros del orden Archiacanthocephala, las hembras poseen dos sacos ligamentarios, uno dorsal y otro ventral (Fig. 15.11). En este último, la fijación posterior lo es a la extremidad posterior del cuerpo. En el orden Eoacanthocephala las hembras tienen también dos sacos ligamentarios. En estos dos órdenes, los ovarios se encuentran en el saco dorsal, que comunica anteriormente con el ventral a través de una abertura. En el orden Palaeacanthocephala hay un solo saco ligamentario en cada sexo. Además, en las hembras el saco se rompe cuando los gusanos alcanzan la madurez sexual, permitiendo así la salida de las células germinales al pseudocele.

Además del saco ligamentario (o sacos), von Haffner (1942a,b,c) ha constatado la existencia de un filamento nucleado auxiliar, el filamento ligamentario. En los gusanos con dos sacos este filamento se sitúa entre ambos; en los gusanos con un solo saco el filamento se dispone a lo largo de la superficie ventral del mismo. La función y origen de este filamento son hipotéticos. Von Haffner considera que deben ser restos del intestino medio, vestigios de un aparato digestivo ancestral.

En los acantocéfalos machos hay dos testículos, redondeados o alargados, que están colocados uno detrás del otro en el interior del saco ligamentario. Del extremo posterior de cada testículo surge un conducto espermático individual (vaso eferente) que se dirige posteriormente. Poco después de atravesar el nivel posterior del testículo posterior, uno o dos pequeños conductos desembocan en el canal espermático. Estos conductos, conocidos como conductos de las glándulas cimentantes, proceden de la unión de muchos conductillos primarios que se originan en las conspicuas glándulas cimentantes unicelulares que se hallan detrás del testículo caudal. En el orden Eoacanthocephala, estas glándulas cimentantes forman un sincitio con varios núcleos gigantes. Un único conducto glandular cimentante transporta la secreción al reservorio cimentante que, mediante un par de conductos, se une con el canal espermático. Los conductos espermáticos continúan posteriormente dentro de una estrecha prolongación del saco ligamentario, conocida como vaina genital. Esta vaina posee miofibrillas de la pared del cuerpo. Dentro de la vaina genital, los dos conductos espermáticos se unen formando un único vaso deferente, que puede tener un segmento más ancho cono-

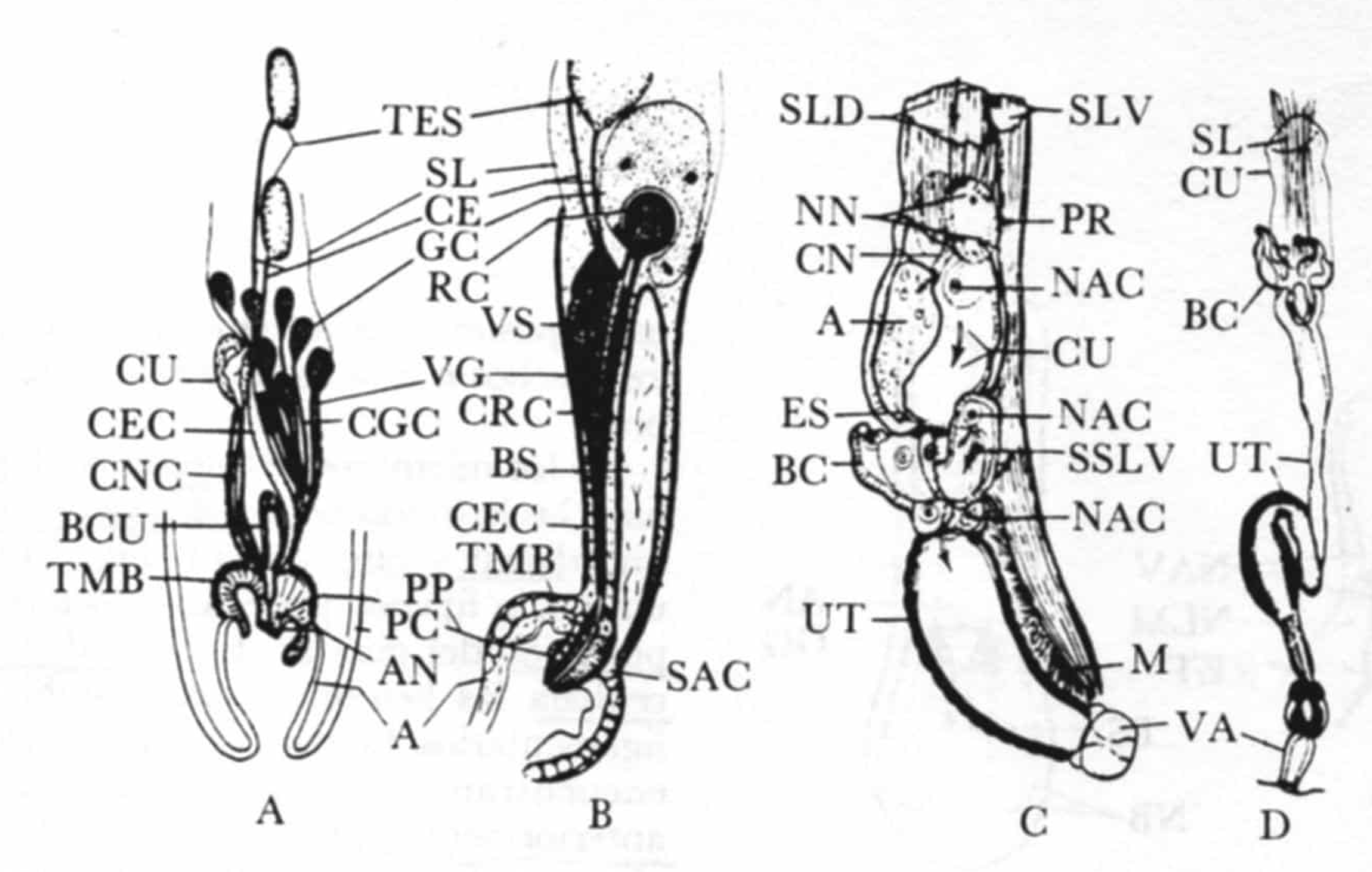


Fig. 15.11. Aparato reproductor masculino y femenino de los acantocéfalos. A. Vista lateral del aparato reproductor masculino de *Hamanniella* (Archiacanthocephala). **B.** Vista lateral del aparato reproductor masculino de *Neoechinorhynchus* (Eoacanthocephala). **C.** Vista lateral del aparato reproductor femenino de *Oligacanthorhynchus* (Archiacanthocephala). **D.** Sistema reproductor femenino de *Bolbosoma* (Palaeacantocephala). (A y B según Hyman, 1951; C, según Meyer, 1931; D, según Yamaguti, 1939.) A, ampolla o vesícula excretora; BC, bolsa campaniforme; PC, pared del cuerpo; GC, glándulas cimentantes; CNC, canal nefridial (excretor) común; RC, reservorio cimentante; CEC, conducto espermático común; CGC, conductos de las glándulas cimentantes; CRC, conductos de los reservorios cimentantes; SLD, saco ligamentario dorsal; SAC, salida de la ampolla a la campana; ES, entrada de la bolsa de Saefftigen en la copa de la bolsa; SSLV, salida al saco ligamentario ventral; VG, vaina genital; SL, saco ligamentario; M, membrana, parte del saco ligamentario ventral; TMB, tapa muscular de la bolsa; NAC, núcleos del aparato de la campana; CN, canal nefridial (excretor); NN, núcleo nefridial (excretor); AN, anillo nervioso; PP, papila del pene; PR, protonefridio; BCU, bolsa del canal urogenital; CE, conducto espermático (vaso deferente); BS, bolsa de Saefftigen; VS, vesícula seminal; TES, testículos; CU, campana uterina; UT, útero; VA, vagina; SLV, saco ligamentario ventral.

cido como vesícula seminal. El vaso deferente penetra en el cirro, que termina en una copa muscular y reversible, la bolsa.

Los ovarios de las hembras de los acantocéfalos son cuerpos grandes en las formas larvarias, pero en los adultos están fragmentados. Los pequeños ovarios de éstos flotan en el interior del saco ligamentario y se designan con el nombre de bolas ováricas. Los óvulos son expelidos por las bolas ováricas y fecundados por los espermatozoos introducidos en la hembra durante la cópula. Los huevos en desarrollo son recogidos en la campana uterina, que tiene forma de embudo y que es continuación de la región posterior del saco ligamentario, aunque sea más espesa. Los huevos pasan en sentido posterior, a través del tubo uterino, al largo útero muscular. Del tubo uterino surge un par de grandes bolsas acampanadas en forma de divertículos, que se extienden anteriormente. El extremo terminal del aparato genital no es muscular y recibe el nombre de vagina.

En el caso de *Polymorphus minutus*, un parásito de aves, Whitfield (1968, 1970) ha estudiado la histología y la función de la campana uterina. Esta estructura contiene, en modo uniforme, 17 núcleos, lo que demuestra la entelia orgánica característica de los acantocéfalos. Además, esta campana muscular sirve para seleccionar los huevos maduros de los inmaduros, permitiendo sólo el paso de los primeros hacia el útero. La selección se basa en la mayor longitud de los huevos maduros.

Durante la cópula, la bolsa del macho se evagina a consecuencia del aumento de presión hidrostática que resulta de la inyección de líquido en los dos espacios bursales por la bolsa de Saefftigen (una prolongación interna de la bolsa hacia la vaina genital). La bolsa rodea el extremo posterior de la hembra, el cirro se introduce en el gonoporo y los espermatozoos se desplazan a través de la vagina, útero y tubo uterino. Inmediatamente, las glándulas cimentantes segregan "cemento", que actúa como tapón al obturar el gonoporo y la vagina, evitando la salida de los espermatozoides.

Los huevos de acantocéfalos poseen tres, y a veces cuatro, membranas: (1) la membrana del ovocito, que rodea al óvulo elíptico cuando es expulsado de la bola ovárica; (2) la membrana de fertilización, que es depositada dentro de la membrana del ovocito después de la penetración del esperma; y (3) la cáscara, o membrana conchosa, que se deposita entre la del ovocito y la de fertilización cuando se inicia el desarrollo del embrión.

La textura de la cáscara varía de unas especies a otras. En las que utilizan un hospedador intermediario terrestre, la cáscara es generalmente rígida, mientras que en especies que emplean un hospedador acuático es blanda. Los huevos expulsados son muy resistentes y en algunos casos permanecen viables durante meses.

Varios investigadores han estudiado la embriología *in utero* de la especie gigante *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (Fig. 15.12); sin embargo, los artículos de Meyer (1928, 1936, 1937, 1938 a,b) se consideran los estudios clásicos en este campo. La división es de tipo espiral, pero la posición de los blastómeros está desplazada a causa de la forma elíptica de la cáscara del huevo. Antes de que el huevo abandone el gusano, un acántor parcialmente desarrollado se ha formado ya en el interior de la espesa cáscara.

COMPOSICION QUIMICA

La composición química de los acantocéfalos se ha estudiado sólo en las especies mayores y más comunes. Von Brand (1939) ha comunicado que el 70 por 100 del peso seco de *Macracanthorhynchus hirudinaceus* es proteína, parte de la cual corresponde indudablemente a las escleroproteínas que constituyen la cutícula del cuerpo. En esta misma especie, el glucógeno almacenado se encuentra principalmente en la pared del cuerpo (80 por 100), en los ovarios y en los huevos (12 por 100) y en el líquido corporal del interior del sistema lagunar (8 por 100). También se ha localizado en las porciones no contráctiles de las células musculares. Bullock (1949) ha afirmado que probablemente es en la hipodermis donde se realiza la glucogénesis.

Von Brand y Saurwein (1942) han comunicado que además de glucógeno hay una pequeña cantidad de un polisacárido distinto de éste (¿galactógeno?) en *M. hirudinaceus*. Además, las principales reservas de hidratos de carbono están constituidas por trehalosa, glucosa, fructosa, manosa y maltosa, que pueden ser utilizados tanto en condiciones aerobias como anaerobias, mientras que la galactosa, también presente, sólo es utilizada en condiciones anaerobias.

Los lípidos representan el 1,0-2,1 por 100 del peso fresco de *M. hirudinaceus* (von Brand, 1939, 1940). Estos lípidos, una vez identificados por fraccionamiento, son: 27 por 100 fosfátidos, 24 por 100 materia insaponificable, 2 por 100 ácidos grasos saturados, 32 por 100 ácidos grasos no saturados y 2 por 100 glicerina. La materia insaponificable bien puede ser colesterol. En esta especie, los lípidos se encuentran en la pared del cuerpo, en los órganos reproductores y en el líquido corporal. Asimismo, se han encontrado gotas de lípidos en el sistema lagunar. Bullock (1949) ha establecido que la síntesis e hidrólisis de grasas, bajo el control de las lipasas, se produce también en el tronco y en menor grado en los lemniscos.

La musculatura del cuerpo de varios acantocéfalos contiene distintas cantidades de grasas

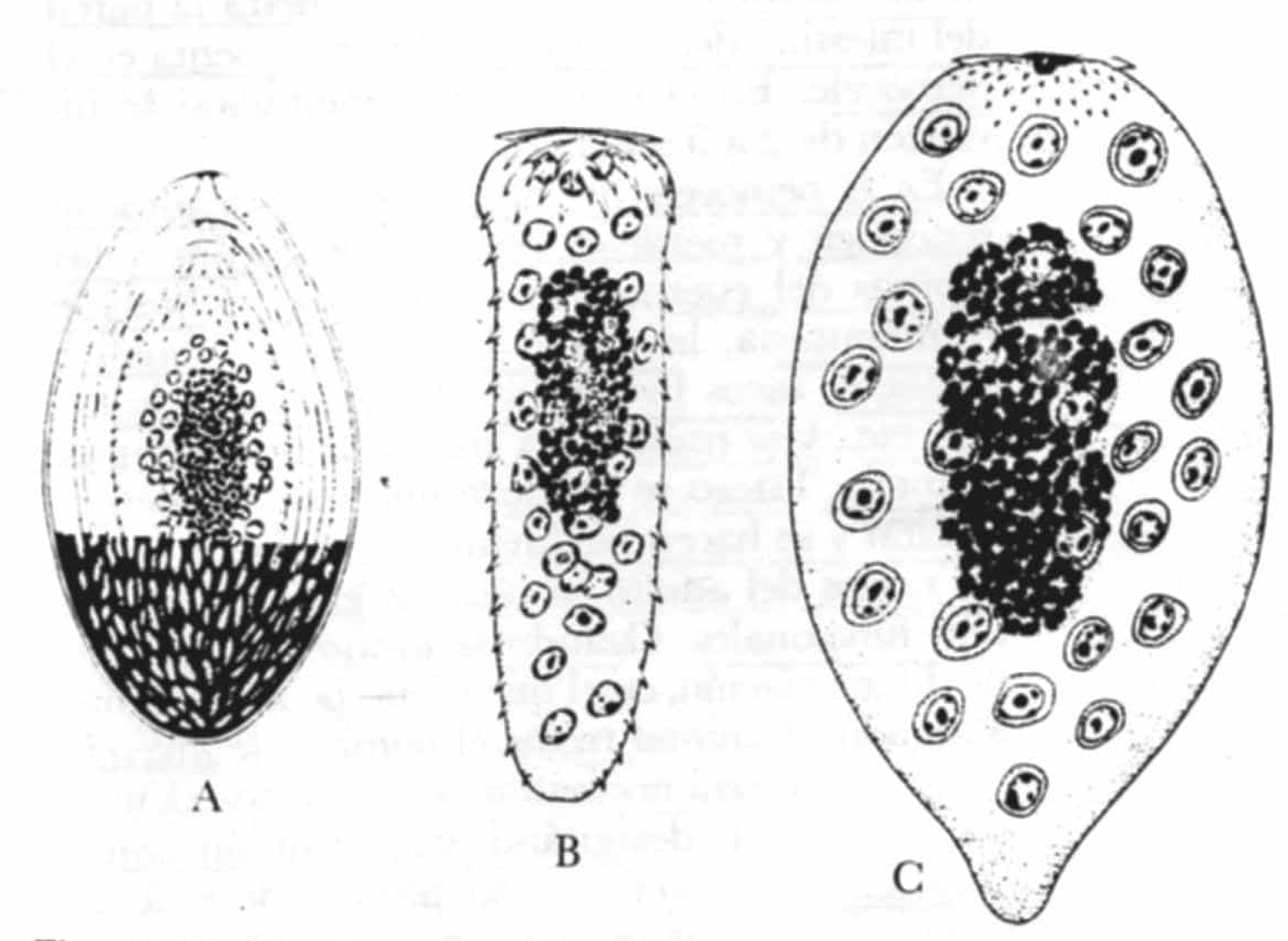


Fig. 15.12. Huevo y acántor de *Macracanthorhynchus hirudinaceus*. **A.** Huevo en el que el aspecto de la superficie sólo se muestra en la porción inferior. **B.** Acántor, estado I, de la luz del intestino medio de larvas de escarabajo. Nótese la presencia de garfios rostelares larvarios y cuerpos espinosos. **C.** Acántor, estado II, después de penetrar en la pared del intestino medio de la larva del escarabajo. (A, según Kates, 1943; B y C, según van Cleave, 1935.)

acumuladas. En *Macracanthorhynchus*, la grasa es escasa, pero en *Neoechinorhynchus*, *Pomphorhynchus* y *Echinorhynchus*, la acumulación es considerable. Tipos específicos de lípidos se han encontrado en áreas concretas. Por ejemplo, los fosfolípidos se encuentran principalmente en la pared del cuerpo, acumulándose alrededor de las lagunas, mientras que el colesterol y sus ésteres están limitados a los márgenes más internos de la pared del cuerpo.

Además de proteínas, hidratos de carbono y lípidos, existen ciertos materiales inorgánicos. En *M. hirudinaceus*, los materiales inorgánicos representan el 0,58 por 100 del peso fresco del cuerpo y el 5 por 100 del peso seco (von Brand y Saurwein, 1942). potasio, sodio, calcio, magnesio, aluminio, hierro, manganeso, silicio, cloro, cobre, fosfatos, sulfatos y carbonatos son elementos que se encuentran en estas especies.

ESTUDIO DEL CICLO VITAL

Para la realización de los ciclos vitales de todos los acantocéfalos se requiere un invertebrado que actúe como hospedador intermediario (Fig. 15.13). Los huevos salen al exterior en las heces del hospedador vertebrado y llegan a la tierra o al agua, encerrando un acántor parcialmente desarrollado. Si el huevo es ingerido por un hospedador invertebrado (normalmente un artrópodo) en su interior continúa el desarrollo del acántor, que cuando está totalmente formado rompe el huevo y lo abandona. El acántor tiene el cuerpo afilado en ambos extremos, está armado con un rostelo provisto de garfios y tiene la superficie del cuerpo espinosa. En algunas especies existe una comisura visible en la cáscara del huevo que representa la línea de ruptura en el momento de la eclosión. El acántor activo se desplaza, con la ayuda de sus garfios rostelares y de los movimientos del cuerpo, penetra la pared del intestino del invertebrado y se aposenta en el hemocele. En el proceso de penetración se invierten de 2 a 5 semanas.

En el hemocele del hospedador el acántor se redondea y pierde el rostelo, los garfios y las espinas del cuerpo; desarrolla una probóscide rudimentaria, la vaina de la misma, ganglios cefálicos, sacos ligamentarios, gónadas primitivas, etc., y se transforma en lo que se denomina acantela. Luego se produce una mayor diferenciación y se hacen fácilmente reconocibles todos los rasgos del adulto, si bien las gónadas no son aún funcionales. Cuando se alcanza este grado de diferenciación, en el que el cuerpo se hace más alargado, el animal recibe el nombre de juvenil.

El juvenil está normalmente encerrado dentro de una vaina, designándosele también como cistacanto; es inactivo y su probóscide está retraída. En ciertas especies se encuentra enquistado en los mesenterios y en los órganos viscerales, además de en la cavidad del cuerpo del hospedador intermediario. El desarrollo se completa en este hospedador al cabo de 6-12 semanas.

Cuando el hospedador invertebrado es ingerido por un hospedador vertebrado adecuado, el cistacanto pierde su cubierta en el intestino de éste y alcanza la madurez sexual. En algunos casos se necesita un segundo hospedador intermediario.

Generalmente se acepta que los acantocéfalos fueron en un principio parásitos de peces y que el modelo de ciclo original, como ocurre hoy en día, incluía un solo hospedador intermediario invertebrado. Además, se sabe que en muchos casos los acantocéfalos juveniles se encapsulan en el cuerpo de los vertebrados y, ocasionalmente, en los de invertebrados que se alimentan de otros invertebrados. Son pues hospedadores paraténicos en los que el gusano no alcanza la madurez sexual. Por ejemplo, los hospedadores intermediarios normales de *Neoechinorhynchus emydis* son los ostrácodos. Si los ostrácodos infectados son ingeridos por caracoles (*Campeloma*, *Pleurocera* y *Ceriphasia*), el gusano se encapsula cerca de la boca y en el pie del hospedador intermediario paraténico. Los acantocéfalos juveniles son capaces de sobrevivir en el hospedador paraténico, especialmente en los invertebrados que son presa de vertebrados, lo que ha hecho posible que los parásitos puedan acceder a hospedadores como reptiles, aves y mamíferos.

Los hospedadores paraténicos no son imprescindibles en los ciclos vitales de los acantocéfalos, aunque en muchos casos su existencia es útil para el parásito, ya que estos hospedadores son eslabones de las cadenas alimenticias y facilitan el acceso del parásito al hospedador definitivo.

Otro interesante aspecto del ciclo vital de los acantocéfalos es la presencia simultánea de los cistacantos y de los gusanos adultos en el interior de un mismo pez hospedador. Los cistacantos se

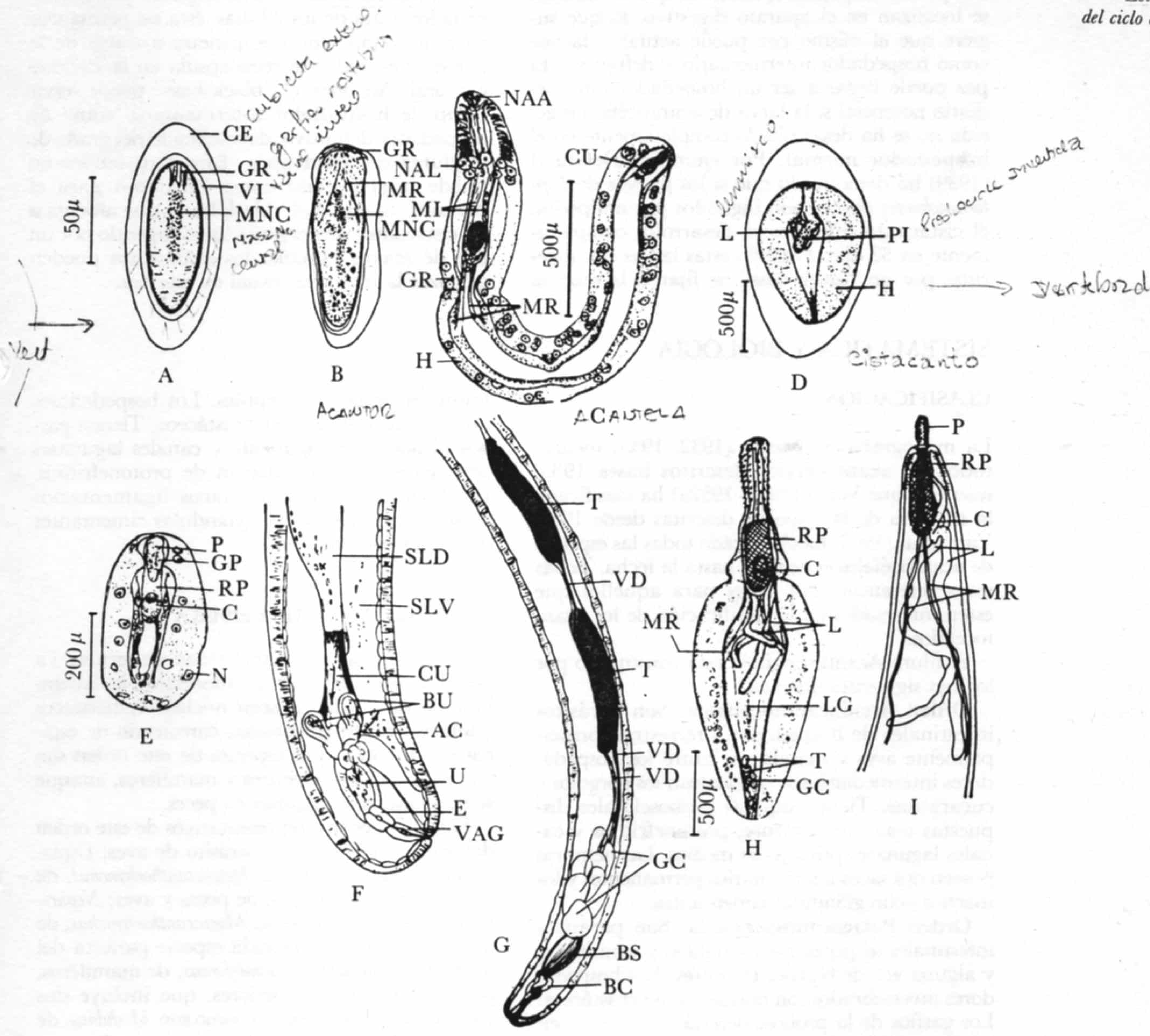


Fig. 15.13. Fases del ciclo vital de *Moniliformes dubius*. **A.** Huevo. **B.** Acántor saliendo de la cáscara y de las membranas del huevo. **C.** Disección de acantela tomada de la cubierta protectora 40 días después de la infección. **D.** Cistacanto del interior de la cavidad corporal de la cucaracha con la probóscide retraída, 50 días después de la infección. **E.** Corte medio de un acántor en la cavidad corporal de la cucaracha, 29 días después de la infección. **F.** Extremo posterior de una hembra adulta. **G.** Extremo posterior de un macho adulto. **H.** Cistacanto fuera del quiste con la probóscide protruida. **I.** Extremo anterior del gusano adulto. (**A-E** y **H**, según Moore, 1946; **F, G, I**, según Chandler y Read, 1961.) C, cerebro; BC, bolsa copulatriz; GC, glándulas cimentantes; MNC, masa nuclear central; SLD, saco ligamentario dorsal; LG, ligamento genital; H, hipodermis; MI, músculo inversor; PI, probóscide invertida; VI, vaina interna; L, lemnisco; NAA, núcleos del anillo apical; NAL, núcleos del anillo lemniscular; CE, cubierta externa; P, probóscide; GP, garfios de la probóscide; RP, receptáculo de la probóscide; GR, garfios rostelares; MR, músculos retractores; AC, aparato clasificador; BS, bolsa de Saefftigen; E, esfínter; T, testículos; U, útero; CU, campana uterina; BU, bolsas uterinas; VAG, vagina; VD, vasos deferentes; SLV, saco ligamentario ventral.

encuentran generalmente en la cavidad del cuerpo del hospedador, mientras que los adultos se localizan en el aparato digestivo, lo que sugiere que el mismo pez puede actuar a la vez como hospedador intermediario y definitivo. El pez puede llegar a ser un hospedador intermediario potencial si la larva de acantocéfalo ingerida no se ha desarrollado completamente en el hospedador normal. Por ejemplo, DeGiusti (1939) ha demostrado que si los huevos de *Leptorhynchoides thecatus* son ingeridos por anfípodos, el cistacanto infectivo se desarrolla completamente en 32 días. Cuando estas larvas son ingeridas por un "black bass", se fijan a la mucosa intestinal del hospedador y alcanzan la madurez. Sin embargo, si la larva es ingerida por el hospedador antes de los 32 días, ésta no permanece en el intestino, sino que penetra a través de la pared intestinal y se reencapsula en la cavidad corporal. Así pues, el "black bass" puede servir tanto de hospedador intermediario como de hospedador definitivo, dependiendo del grado de madurez del cistacanto. Este raro fenómeno puede interpretarse como ventajoso para el parásito, ya que si el "black bass" que alberga a los cistacantos reencapsulados es ingerido por un pez de mayor tamaño, los cistacantos pueden alcanzar la madurez sexual en este pez.

SISTEMATICA Y BIOLOGIA

CLASIFICACION

La monografía de Meyer (1932, 1933) incluye todos los acantocéfalos descritos hasta 1933, mientras que Ward (1951, 1952a) ha clasificado la mayoría de las especies descritas desde 1933. Yamaguti (1963) ha clasificado todas las especies de acantocéfalos conocidas hasta la fecha. Todas estas referencias son útiles para aquellos que estén interesados en la clasificación de los acantocéfalos.

El filum Acanthocephala está constituido por los tres siguientes órdenes.

Orden Archiacanthocephala. Son parásitos intestinales de hospedadores terrestres, principalmente aves y mamíferos. Entre los hospedadores intermediarios se encuentran los gorgojos y cucarachas. Tienen espinas proboscidiales dispuestas concéntricamente, protonefridios y canales lagunares principales medios. Las hembras poseen dos sacos ligamentarios permanentes y los machos ocho glándulas cimentantes.

Orden Palaeacanthocephala. Son parásitos intestinales de peces, aves acuáticas y mamíferos, y alguna vez de reptiles terrestres. Los hospedadores invertebrados son normalmente crustáceos. Los garfios de la probóscide están dispuestos en hileras radiales alternantes. Carecen de protonefridios y los canales lagunares principales son laterales. En la hembra hay un único saco ligamentario que se rompe tras alcanzar la madurez sexual. Los machos tienen normalmente seis glándulas cimentantes.

Orden Eoacanthocephala*. Son parásitos intestinales de peces y reptiles. Los hospedadores invertebrados suelen ser crustáceos. Tienen garfios dispuestos radialmente y canales lagunares principales medios. Carecen de protonefridios. Las hembras poseen dos sacos ligamentarios persistentes y los machos glándulas cimentantes sincitiales con reservorio.

ORDEN ARCHIACANTHOCEPHALA

Además de las características generales ya descritas para todos los acantocéfalos, los miembros de este orden poseen núcleos epidérmicos grandes y no fragmentados, careciendo de espinas en el tronco. Las especies de este orden son parásitas de aves terrestres y mamíferos, aunque se han localizado algunas en peces.

Entre los géneros representativos de este orden destacan: *Mediorhynchus*, parásito de aves; *Gigantorhynchus*, de mamíferos; *Heteracanthorhynchus*, de aves; *Oligacanthorhynchus*, de peces y aves; *Nephridiorhynchus*, de mamíferos; *Macracanthorhynchus*, de mamíferos, con la conocida especie parásita del cerdo *M. hirudinaceus*; *Moniliformis*, de mamíferos, particularmente de roedores, que incluye dos especies bastante comunes como son *M. dubius*, de ratas, y *M. moniliformis*, de otros pequeños mamíferos; *Oncicola*, de mamíferos, entre los que destaca *O. canis*, especie que se ha encontrado, a veces en gran número, en perros de Norteamérica (Fig. 15.14).

Entre los miembros de Archiacanthocephala,

* El orden Eoacanthocephala, para algunos autores, debe desdoblarse en dos órdenes: Neocanchocephala y Gyracanthocephala. Los miembros del primero carecen de espinas cuticulares, mientras que los del segundo sí las poseeen. Se considera que esta pequeña diferencia es insuficiente para establecer dos órdenes; sin embargo, Golvan (1959), basándose en la creencia de que las espinas cuticulares son estructuras primitivas, ha defendido el reconocimiento de estos dos órdenes.